Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXVI, n° 51.
Bruxelles, novembre 1950.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXVI, nr 51.
Brussel, November 1950.

CLASSIFICATION ET ZOOGÉOGRAPHIE (COMPLÉMENT DU COLEOPTERORUM CATALOGUS PARS 5, PAUSSIDÆ),

par Emile JANSSENS (Bruxelles).

La refonte du Coleopterorum Catalogus pars 5 s'avérait nécessaire. Depuis le travail de GESTRO, quarante années ont passé, et pendant ce temps, les Paussides ont ouvert leurs rangs à de nombreuses recrues. E. WASMANN d'abord, A. REICHENSPERGER ensuite, ont accompli un travail considérable dont il importait d'établir le compte. H. KOLBE et R. JEANNEL ont apporté une contribution dont l'orientation, différente de celle des auteurs précités, ne laisse pas d'éclairer certains aspects de la recherche. Les nouvelles acquisitions ne sont pas restreintes aux *species novæ* : l'institution d'une dialectique serrée entre KOLBE et WASSMANN a porté quelques fruits qui s'avèrent pour la phylogénie des Paussides un Κτῆμα ἐς ἀεί. Il s'en faut de beaucoup que la question qui divisait ces auteurs soit liquidée : l'évolution de la famille a-t-elle été mono- ou polyphylétique ? C'est une chose dont on disputera encore dans l'avenir, malgré les certitudes auxquelles certains se flattent d'être arrivés.

Cependant, on est d'accord sur quelques points importants : les Paussides sont évidemment dérivés d'une forme de Carabide très voisine des Ozénines et JEANNEL a probablement raison de les considérer comme une division des Carabides. Une autre idée très féconde, c'est la séparation des *Arthropteri* africains, dont KOLBE a fait l'intéressante sous-famille des Carabidomem-

nines. Cette sous-famille est, plus que les autres, proche du type ozénien. Il paraîtrait donc convenable, à première vue, des les installer en tête de la classification des Paussides. Seulement, il est un caractère que d'autres possèdent sous une forme moins évoluée que les Carabidomemnines. Ce sont les antennes, qui apparaissent chez les Protopaussines de la région orientale dans le style moniliforme, avec 11 articles, alors que les antennes des Carabidomemnines ne diffèrent guère de celles du genre *Arthropterus,* de 10 articles avec massue aplatie dans le style des Cératérines. Quel caractère faut-il choisir ? Certains n'ont point mes incertitudes, et tranchent courageusement, ou légèrement. Je ne puis me résoudre à accepter des conclusions qui ne me convainquent point. Autre chose est d'admettre la force persuasive d'un texte, autre chose d'y soumettre l'extraordinaire variété de formes que nous présente la famille.

*
* *

On verra que j'hésite, que je me refuse même à adopter les coupes que des auteurs ont pratiquées dans les genres traditionnels. Il y a pour cela de bonnes raisons : aussi longtemps que l'on considère les types sur lesquels se sont institués les sous-genres, on peut admettre le bien-fondé et la valeur pratique de ces coupes. Les difficultés commencent quand on examine le contenu spécifique du sous-genre. Il y a telle espèce qui pourrait appartenir à trois sous-genres différents sur la foi de ses caractères. Alors, sauf pour un cas aussi évident et aussi éminent que celui des Carabidomemnines, mon attitude est résolument conservatrice. Je ne veux pas sanctionner dans un ouvrage aussi « responsable » que le Coleopterorum Catalogus des vues dont je ne puis ressentir la conviction : on trouvera en synonymie les coupes qui resteront utilisables par le recours aux sources. Je ne vois, pour ma part, aucun inconvénient à ce qu'on s'en serve pour des fins pratiques de classification.

Il en est cependant une que je conteste avec une énergie toute particulière. M. JEANNEL, à qui l'on doit par ailleurs des choses de grande conséquence, a créé un sous-genre pour *Paussus howa* DOHRN. Il l'appelle *Enneapaussus* car il retrouve dans la structure de sa massue antennaire les traces d'une division en 9 articles. Jusque-là tout va bien. Mais M. JEANNEL, sur la foi de cette remarque, entend ranger *P. howa* dans la sous-famille des Cératérines, qu'il appelle, comme on sait, *Cerapteritæ.*

Or, il est certain que la tête, le pronotum et les antennes surtout, protestent avec la plus grande véhémence contre un pareil traitement. Si *P. howa* n'est pas un *Paussus*, il n'y a plus de *Paussus*. Les arguments de M. JEANNEL n'ont aucune valeur : 1° on trouve dans les antennes du genre *Paussus* à peu près tout ce qu'on veut comme anciennes traces de segmentation : il faudrait presque renvoyer chaque coupe envisagée dans d'autres familles ou tribus ; 2° *P. howa* a des antennes conchoïdes, parfaitement soudées. Aucun « Cerapterite » ne saurait en présenter de semblables ; 3° *tous* ses caractères sont différents de ceux des Céraptérines, surtout, comme je l'ai dit, tête, antennes et pronotum ; 4° l'argument des stries élytrales qu'on retrouve chez *Heteropaussus* THOMSON (*Pleuropterus* WESTWOOD) est sans valeur, car la striation est d'un type absolument différent chez l'un et chez l'autre. Si j'insiste avec autant de conviction contre l'opinion de M. JEANNEL, c'est que j'y vois un exemple particulièrement démonstratif de ces vues de l'esprit qui font grand tort aux travaux d'hommes éminents ; elles risquent souvent de se frayer un chemin dans l'information des chercheurs sensibles au prestige légitime d'un maître tel que M. JEANNEL.

*
* *

L'état actuel de nos connaissances sur les Paussides laisse encore le champ ouvert à plus d'une hypothèse, même en systématique. Le genre *Arthropterus* MAC LEAY, par exemple, se trouve fâcheusement dilué en un nombre considérable d'espèces dont il est malaisé d'établir la légitimité.

KOLBE a suivi ici cette regrettable méthode qui consiste à décrire de nombreuses espèces sans aucune iconographie. D'autres avant lui (notamment MAC LEAY) s'étaient livrés à semblable travail, mais l'intervention de KOLBE fut massive, et il eût été désirable qu'un esprit informé se consacrât à la critique de cette création pléthorique. T. G. SLOANE était éminemment désigné pour cette mission, et il l'a entreprise en effet. La mort est venue malheureusement interrompre son travail et nous n'en avons qu'une décantation précieuse, sans doute, mais incomplète. Une revision du genre *Arthropterus* est indispensable, mais elle ne pourrait se faire qu'au prix de longs efforts, car le matériel typique doit venir en partie des antipodes, et les types de KOLBE ont grandement souffert des hostilités. La situation est telle que nous devons considérer qu'il est désormais fort difficile, sinon impossible, de déterminer un

Arthropterus. J'ai érigé en principe dans ce catalogue que les espèces auxquelles SLOANE n'avait pas touché devaient être valables. Ce principe est évidemment contestable, puisque SLOANE a réservé son jugement sur la plupart des espèces de KOLBE, n'ayant pas vu les types. Il faudra donc, en attendant la monographie du genre *Arthropterus* (qui n'est pas pour demain) utiliser la bibliographie avec un sens critique très aiguisé.

Le genre *Cerapterus* SWEDERUS n'est pas tout à fait aussi mal partagé, mais là aussi le manque de figures se fait cruellement sentir. Heureusement, A. REICHENSPERGER (entre autres mérites), a apporté dans ce domaine des mises au point sinon complètes, du moins précieuses.

Les autres genres de Paussides se laissent traiter avec plus de facilité. Même le genre *Paussus* LINNÉ, qui comprend à lui seul plus d'espèces que tous les autres ensemble. On pourra s'extasier devant le nombre de sous-genres qui ont été créés récemment. Nous n'en retenons aucun, et nous avons dit plus haut pourquoi. La notion même de sous-genre est assez haïssable ; elle répond sans doute à une préoccupation pratique, mais elle tend à susciter l'illusion d'entités qui sont en réalité évanescentes et provisoires, et génératrices de fausse sécurité.

J'ai inclus dans le Catalogue les espèces fossiles : j'ai en effet la conviction que les chercheurs qui s'intéressent aux Paussides ne peuvent négliger leurs représentants des époques révolues. J'en apporte la preuve plus loin.

J'ai été obligé de reprendre le nom générique d'*Heteropaussus* THOMSON, 1860 malgré la priorité et l'emploi traditionnel de *Pleuropterus* WESTWOOD, 1841. Ce dernier nom a été donné par BURNETT en 1829 à un Mammifère. Il doit donc tomber comme *nomen præoccupatum*. Dans son catalogue des Paussides d'Afrique de 1948, REICHENSPERGER range encore *Pleuropterus* (*Heteropaussus*) et *Pentaplatarthrus* dans les Cératérines. Je crois que l'on doit les en séparer, et créer pour ces genres deux sous-familles, suivant en cela KOLBE. En effet, la conformation des antennes, du pronotum et des pattes chez *Heteropaussus*, le nombre des articles antennaires chez *Pentaplatarthrus* (6 au lieu de 10) justifient une telle conception.

*
* *

A l'occasion de l'élaboration du Catalogue, j'ai été amené à étudier la répartition géographique des Paussides. Elle est

intéressante, et soulève des problèmes que j'ai peur de voir résoudre par d'autres avec une assurance dont nous n'avons que trop d'exemples dans l'exploitation de données de ce genre par les biogéographes.

On verra que les grandes unités systématiques du groupe ont des répartitions qu'il est impossible de considérer avec indifférence :

1° Les Céraptérines se retrouvent dans toute la zone intertropicale, fournissant à la région néotropicale et à l'Australie leurs seuls effectifs de Paussides. Chose très remarquable : Madagascar est la seule région (1) qui ne possède point de Céraptérines. Remarquons d'ailleurs que, de toute la famille des Paussides, elle n'héberge que le genre *Paussus*. Pas de Protopaussines, pas de Carabidomemnines, pas d'Hétéropaussines, pas de Pentaplatarthrines (2), pas de Paussines d'un type primitif. La conclusion qu'il faut en tirer ? C'est bien difficile à dire. Je crois pour ma part que l'isolement insulaire a été fatal aux espèces moins évoluées une fois que le genre *Paussus* s'est mis à se développer dans l'île. Il se passe souvent le contraire, et plus d'une fois on a vu des îles se faire le conservatoire d'espèces archaïques, garanties par l'isolement contre la concurrence d'organismes plus évolués. Ne peut-on croire que l'arrivée, ou la naissance, dans un tel territoire, d'espèces perfectionnées soit plus nuisible aux espèces archaïques par suite précisément de l'exiguïté du domaine et d'une moindre tolérance territoriale ? J'aimerais assez proposer une solution de ce genre pour expliquer l'ostracisme de Madagascar dans la répartition des sous-familles des Paussides.

2° Aux deux extrémités du monde, si l'on peut ainsi dire, les régions néotropicales et australiennes accusent une grande pauvreté en genres, n'ayant que des Céraptérines : on pourrait même admettre que ces deux régions ne possèdent chacune qu'un type générique : *Homopterus* WESTWOOD en Amérique et *Arthropterus* MAC LEAY en Australie, deux espèces débordant en Nouvelle-Guinée et en Nouvelle-Bretagne. Sur une plani-

(1) REICHENSPERGER, A., 1948, *Die Paussiden Afrikas.* (Abh. Senckenb. Naturf. Ges. Nr. 479.)

(2) KOLBE, H., 1927, *Zool. Anz.* LXXII, p. 217 : l'auteur caractérise ces deux sous-familles par les termes de *Paussides Basodontes* (Heteropaussines) et *Paussides Métacérates* (Pentaplatarthrines).

sphère du type classique, la famille des Paussides manifeste un foisonnement générique et spécifique centripète, avec une stagnation évidente aux extrémités. Remarquons en passant que la sous-famille non-parasite la plus voisine, dont on a voulu faire l'ancêtre des Paussides, les Ozénines, est représentée dans la région néotropicale avec un nombre d'espèces qu'elle n'atteint nulle part ailleurs. Par contre, là où les Paussides apparaissent avec le plus grand nombre d'espèces, en Afrique, il y a très peu d'Ozénines. Est-ce une coïncidence ? Y a-t-il une corrélation entre ces foisonnements apparentés et de signes contraires ? Je n'oserais l'affirmer. En tout cas, l'affaiblissement symétrique de l'activité évolutive des Paussides me paraît un phénomène digne d'intérêt qu'il convenait de souligner.

3° Deux centres réunissent des groupes très primitifs et des groupes très évolués. Il y a entre eux deux différences considérables, mais ils finissent cependant par trouver, de chaque côté, leur expression la plus prospère et la plus riche dans le genre *Paussus*.

Ces deux centres sont d'une part la région orientale de Wallace (à remarquer que la coupure de Lombok est catégorique pour les Paussines) et la région éthiopienne. La première est caractérisée par la présence des Protopaussines à antennes moniliformes et par une grande variété de genres annonçant et préfigurant le type *Paussus;* il y a d'ailleurs un équilibre assez apparent entre les effectifs du genre *Paussus* et des formes qui s'en approchent. En somme, c'est dans cette zone orientale qu'on peut le mieux observer comment le type *Paussus* s'est constitué : l'échelle de cette lignée y est assez complète.

Par contre, la région éthiopienne héberge la sous-famille des Carabidomemnines, dont nous avons vu qu'elle se rapprochait le plus des Ozénines. Cette famille pourrait donc, à certains égards, prétendre à un archaïsme aussi légitime, sinon davantage, que les Protopaussines. D'autre part, il existe en Afrique un chaînon qui manque en Asie entre les Cératérines et les Paussines. Ce sont les Pentaplatarthrines. De plus, les Paussines n'ont que le type *Paussus* (je dis le *type*, car il comprend aussi le genre *Paussomorphus* Raffray) ; les Paussines archaïques du type *Ceratoderus, Merismoderus, Lebioderus, Platyrhopalus,* etc., qui confèrent une si grande variété à la faune orientale, ne se trouvent point en Afrique. Par contre, le genre *Paussus* a pris ici une importance énorme, et le nombre des espèces l'emporte considérablement sur tout autre type structural.

Enfin, il y a encore un trait qui distingue la faune africaine : c'est la présence d'un genre étrange, qui constitue un problème phylogénique : *Hylotorus* DALMAN. Voilà un animal qui représente cette fois un « plus-que-*Paussus* », si l'on peut ainsi dire. On a parfois l'impression que l'évolution des Paussides converge vers le type *Paussus*, lui-même très varié dans ses formules anatomiques, mais gardant cependant une fidélité assez éprouvée à des constantes structurales, qui le font immanquablement reconnaître comme *Paussus*. On a cru aussi que le Pausside primitif devait être synechtre, comme le sont évidemment la plupart des Cératérines, équipés pour résister à de justes représailles de la part d'hôtes hostiles (hospes hostis !). Et que, par conséquent, les Paussides les plus évolués devaient être symphiles, apportant à leurs hôtes ravis une organisation ensorcelante et irrésistible, tout entière destinée à dispenser le mieux possible leurs exsudations.

Or, voici aux deux bouts de l'échelle, des organismes qui empêchent de professer des opinions aussi satisfaisantes. Les Protopaussines d'Asie, malgré leurs antennes si évidemment primitives, ont une organisation de symphiles. Et cet extraordinaire *Hylotorus*, qui est non moins évidemment ce qu'il y a de plus évolué dans la famille, au delà du type *Paussus* (et non d'un autre), est certainement un synechtre, par le soin que toutes ses espèces mettent à supprimer les surfaces vulnérables : les antennes peuvent s'escamoter dans des cavités céphaliques *ad hoc*, le corps tout entier prend la forme d'un cylindre arrondi du côté de la tête, et tout suggère un *Paussus* qui se serait tout à coup avisé de retourner complètement son comportement vis-à-vis de ses hôtes. Il faut donc être très prudent avant d'édicter des lois qui lieraient l'évolution à l'éthologie dans une formule trop simpliste.

Que faut-il conclure ? Je pense qu'on ne doit retenir que ceci : il y a deux centres où l'évolution des Paussides se manifeste avec une vitalité remarquable. Dans chacun d'eux, cette évolution a laissé des vestiges d'étapes différentes. Est-ce à dire qu'elle s'est passée en effet différemment, alors qu'elle semble favoriser un type identique, à l'issue de ses essais divers ? Ce serait alors le cas de donner une grande importance au phénomène si fréquent et encore si mystérieux de la convergence. Doit-on croire qu'elle s'est déroulée d'une façon parallèle, mais que les circonstances ont épargné ou condamné selon les régions telle ou telle étape intermédiaire ? Je penche pour la première hypothèse, car j'ai peur que la seconde n'ait

précisément ce caractère théorique dont la séduction m'apparaît comme trompeuse. Je crois d'autre part que la séparation géographique peut influencer d'une façon très définie l'évolution des espèces, mais qu'elle peut être incapable d'empêcher la constitution d'un type structural commun dans les zones discontinues si ce type a vraiment de grands avantages pour la réalisation des activités particulières. Ce doit évidemment être le cas du type *Paussus*, si l'on considère le succès qu'il a obtenu dans les deux régions, sans oublier Madagascar.

Il faut en tout cas éviter de suivre le procédé qui consiste à chercher coûte que coûte lequel des deux domaines privilégiés représente le centre de dispersion de la famille. D'abord, il reste à prouver que les Paussides ont une origine monophylétique. Ensuite, l'une et l'autre région présente des arguments également convaincants pour revendiquer la qualité de « centre de dispersion ». De plus, il existe, comme on le voit sur la carte, des zones qui ont hébergé des Paussides à des époques révolues. Les fossiles de cette famille sont assez nombreux pour qu'on puisse conclure à une réelle abondance d'espèces dans des régions dont elle a complètement disparu. Ne doit-on tenir aucun compte de ces régions dans une explication de la répartition géographique actuelle ? On le croirait, à voir la désinvolture avec laquelle la plupart des auteurs font fi de cet ordre de renseignements. Or, il est évident que, si l'on recherche un état de choses primitif, si l'on tente de reconstituer l'histoire ancienne, la géographie historique des Paussides, il est inconcevable que l'on ignore leur archéologie. Pour inconcevable que cela puisse paraître, c'est cependant ainsi que cela se fait.

*
* *

Et puisque nous parlons de cela, je m'en vais exposer en quelques mots la notion que se font de la zoogéographie beaucoup de personnes qui, par ailleurs, font de l'excellente besogne dans d'autres ordres de recherches.

Comme il est entendu qu'une monographie doit comporter une étude zoogéographique, on accomplit les gestes rituels suivants :

1° On consulte un catalogue qui permettra de fixer sur la carte la présence ou l'absence des genres et espèces dans les régions considérées.

2° On détermine, d'après la multitude, la variété et le degré d'évolution des espèces, le « centre de dispersion ».

3° D'après les renseignements éthologiques et les indications de la géologie et de la paléoclimatologie (généralement de seconde main), on trace les routes d'invasion qui ont permis à la famille d'occuper l'ensemble de son domaine.

4° Les zones d'habitat discontinu se traitent au choix par le lancement d'un pont intercontinental, par une dérive wégenérienne ou par la formule des asiles ou des reliques.

On n'a pas manqué de se livrer à ce travail mécanique pour la famille des Paussides. Je conteste qu'il puisse avoir la moindre valeur. Je prétends même que dans l'immense majorité des cas, ce genre de travail est parfaitement oiseux, et même nuisible, car il installe dans la science une technique absurde et institue de faux problèmes.

La zoogéographie n'est-elle donc pas une science, et ses résultats sont-ils une illusion ? J'aimerais qu'on me permît de répondre en détail à cette question et de faire dans ce but un petit exposé historique et critique.

*
* *

La plupart des sciences de la nature font une place dans l'économie de leurs préoccupations à la répartition de leurs phénomènes sur le globe. Cette conception est légitime. Elle répond à un besoin élémentaire de classification autant qu'à l'une des tendances les plus intimement chevillées à l'esprit de recherche. L'homme a sans doute été très vivement frappé de tout temps par les profondes différences qui marquaient les aspects du relief, de l'hydrographie, du climat, de la flore, de la faune, des communautés humaines, de l'art, des rapports sociaux, etc., dès qu'il quittait un domaine familier pour aborder une terre étrangère. Il y a, d'autre part, dans le traitement géographique d'une science particulière, une prise nouvelle, un recul, une optique, comme on dit volontiers à présent, qui ouvre de nouveaux points de vue et facilite les synthèses.

La Zoologie était éminemment prédestinée à subir un traitement de ce genre. De toute évidence, la faune des pays lointains offre une riche matière à l'exploitation de la curiosité humaine. Depuis la plus haute antiquité, les voyageurs ont proposé à l'émerveillement de leurs compatriotes des informations sur les animaux où tour à tour l'admiration, la terreur et la science trouvaient d'inépuisables occasions de s'exercer. Lorsque cette

dernière imagina de s'exprimer en formules appropriées, la zoogéographie était née, et nous verrons sans trop d'étonnement que cette consécration se produisit assez tôt.

On se tromperait cependant si l'on s'attendait à voir cette science une fois née progresser sans heurts jusqu'à un moment où sa maturité s'affirme et se renforce petit à petit par des accroissements de détail. Rien ne serait plus faux qu'une semblable opinion, car je vais précisément essayer de montrer que peu de disciplines ont connu une destinée aussi agitée, une évolution aussi irrégulière et un statut aussi instable que cette science qui, par ailleurs, semble s'imposer si naturellement aux enquêtes de l'esprit humain.

*
* *

C'est Aristote qui inaugure la zoogéographie en fondant la zoologie systématique. Tout le monde est d'accord pour reconnaître que ses remarques sur la distribution des animaux dans le monde tel qu'il était connu alors présentent un caractère très satisfaisant de rigueur et de pertinence scientifique. Ce qu'on peut y trouver à redire, c'est le caractère limité de ses observations, leur fréquence épisodique et, en corollaire, le manque de système dans leur appréciation : faute d'une classification systématique des phénomènes qu'il rapporte et interprète d'une façon souvent fort intéressante, Aristote n'a pas institué un corps d'opinions que l'on pourrait appeler sa zoogéographie.

Pour tous ses successeurs, de l'antiquité à la Renaissance, c'est très différent. Les zoogéographes et les zoologistes modernes éprouvent pour cette immense période, ou tout au moins pour sa production zoogéographique, le mépris le plus complet. Ils n'ont pas tort, car rien de valable n'a été publié depuis Aristote jusqu'à la fin du XVIIIme siècle : ce que l'on relève parfois comme travaux zoogéographiques d'intérêt historique n'a qu'un intérêt pittoresque : l'absence de traitement systématique, l'abondance des éléments fabuleux et imaginaires, la naïve répétition de mythes séculaires, tout cela compromet irrémédiablement le sérieux ou la cohérence des opinions exprimées.

*
* *

Les Français estiment que la zoogéographie commence avec BUFFON ; les Allemands citent plus volontiers ZIMMERMANN.

Les Anglo-Saxons se préoccupent moins de se chercher des ancêtres, car il faut reconnaître que le travail des pionniers d'autres nations ne pèsent pas lourd devant l'œuvre de SCLATER qui accomplit en 1857 cet acte décisif de « diviser la faune du globe en Régions Zoologiques dont les limites seraient indiquées non par celles des continents actuels, mais par les affinités ou les divergences de leur population animale » (TROUESSART). D'autres étoiles devaient faire briller la zoogéographie britannique dans les travaux de WALLACE qui, avec sa Geographical distribution of Animals élève en 1876 le monument classique de cette discipline, de MURRAY, qui crée en 1870 l'entomogéographie, et d'autres encore. Cette remarquable floraison d'ouvrages éminents est le résultat de l'exploitation des voyages de découverte scientifique comme la croisière du « Beagle » et du « Challenger », les expéditions de BATES et d'autres qui suivent l'inspiration de l'immense renouvellement apporté par DARWIN.

Dans le passage sur SCLATER que j'ai cité plus haut (3), TROUESSART disait aussi que ce grand homme avait montré que « la Géologie et la Paléontologie pouvaient donner la clé de toutes les particularités qui distinguent les faunes actuelles ». Une autre phrase avait jadis retenu mon attention : « Dans l'autre hémisphère, le pont équatorial, reste du continent sud-atlantique, permet la migration des Edentés et des Rongeurs Hystrichomorphes vers l'Ancien Continent, à l'époque Néogène. »

Quand je lus cette phrase pour la première fois, j'étais encore bien jeune, et je crois qu'elle est à la base d'une vocation zoogéographique toujours vivace. Son charme périodique, sa situation privilégiée en fin de chapitre, sa richesse verbale associée à l'image grandiose d'un défilé de créatures étranges dans un décor d'une antiquité redoutable, suggéraient confusément une sorte de Crépuscule des Dieux à l'échelle des grandes transformations de l'écorce terrestre.

A y réfléchir, il y avait dans cette phrase de TROUESSART une poésie barbare et impressionnante, la poésie des grands événements incompréhensibles et fatals, énormes et gratuits, obéissant à des lois obscurément impérieuses. Et ce terme de *Rongeurs Hystrichomorphes,* d'une qualité presque mythologique,

(3) TROUESSART, E., 1922, *La distribution géographique des Animaux.* (Paris, Doin, p. 27.)

conférait aux acteurs de cette gigantesque migration sur le « pont équatorial » un statut exaltant de collectivité mystérieuse, de peuple noblement surhumain.

Il se peut que j'exagère en essayant de définir tout ce que cette phrase pouvait suggérer, mais il est incontestable qu'il y avait dans la tendance qu'elle illustre, et que Trouessart exprime plus sobrement en parlant de Sclater, un violent appel à l'imagination.

Cet appel a été entendu, et les noces de la zoogéographie avec la géologie ou plutôt avec la paléogéographie, ont été consommées. On s'est attaché à en faire un mariage de raison, et je crois qu'on aurait tort de nourrir pareille illusion : ce mariage s'est fait dans l'enthousiasme et dans la passion, et la passion n'a guère cessé de présider à ses destinées. Les zoologistes ont estimé qu'ils avaient le droit d'intervenir dans les controverses instituées par les géologues sur l'évolution de la surface terrestre. Les théories évolutives de la paléogéographie postulaient des physionomies différentes des continents à chaque ère géologique ; les zoologistes ont peuplé les mêmes continents de fossiles appropriés. Jusque là, rien que de très légitime. Mais autre chose est de constater la répartition des fossiles sur les continents disparus et retrouvés, et autre chose de rechercher dans cette répartition la solution de la dispersion actuelle. Et c'est encore une chose bien différente (et très contestable) de chercher à fonder une reconstitution des anciens continents sur la distribution actuelle des espèces. C'est de cette regrettable prétention que souffre encore actuellement la géographie animale, malgré les remontrances timides qu'élevait de temps à autre la voix du bon sens.

Une démarche très naturelle de la géologie « historique » consistait à établir entre des unités continentales différentes des continents actuels des « ponts » destinés à s'écrouler pour faire place à des mers. Ces liaisons et ces séparations expliquées ou conditionnées par l'examen de la géologie stratigraphique et tectonique ont été interprétées de façons tellement différentes que Darwin remarquait déjà qu' « on fabriquait un continent avec autant de facilité que l'on cuit une crêpe ».

Mais Darwin prêchait dans le désert. Au lieu de se contenter d'étudier la répartition des animaux actuels dans leur cadre actuel, de définir le caractère des ensembles biologiques du monde, et d'éclaircir la signification de la présence ou de l'absence de telle famille ou de telle espèce par des facteurs

de climat, d'équilibre biocœnétique ou de nature du sol, par exemple, on s'enthousiasma pour les explications historiques.

*
* *

Reconnaissons que les constructions des paléogéographes avaient un prestige considérable et une authentique grandeur. Sur la base de la géologie historique, les savants étaient conviés à l'élaboration d'un monde étrange : dans des livres et des articles passionnants, des planisphères développaient des images mystérieuses où nos continents traditionnels prenaient non seulement des formes inattendues, mais des noms d'une haute qualité poétique, comme l'Archelenis de VON JHERING, la Lémurie de SCLATER, la Laurentie et les continents de Gondwana et de l'Angara de SUESS. Des mers comme la Théthys, la Méditerranée Iranienne, la Mer de l'Obi contribuent à créer un dépaysement non dépourvu de valeur esthétique. Je suis naturellement très éloigné de contester la légitimité de ces entreprises. Il faudrait être abandonné des dieux pour ne pas voir dans la Face de la Terre de SUESS l'une des œuvres les plus grandioses de la science. La paléogéographie a tous les titres à notre respect. C'est une discipline captivante, de l'ordre des recherches historiques : ses documents et ses archives sont conservés dans les plissements de l'écorce terrestre et dans les sédiments de ses matériaux. Ses personnages sont les fossiles animaux et végétaux. Ses méthodes sont rigoureuses à souhait et ses controverses sont conduites par l'interprétation d'une diplomatique ou d'une archéologie qui, comme en histoire, apportent des révélations fulgurantes, présentent des lacunes regrettables, et postulent des examens minutieux et patients. C'est en somme un domaine où l'on a travaillé, et où l'on travaille toujours, suivant les traditions respectables de la recherche inductive.

Mais dès qu'on se préoccupe de fonder une géographie des animaux sur les données de la paléogéographie, on ouvre la porte à de grosses difficultés. Aussi longtemps qu'on se contente de soumettre les Vertébrés à ce traitement, le succès parut couronner l'entreprise : les spécialistes des différentes familles s'attachèrent à retracer les pérégrinations des espèces sur le globe le long des chemins tracés par la paléogéographie.

Des travaux de la seconde moitié du siècle dernier est née cette croyance qui s'est installée sans démonstration, comme

un postulat évident, que les animaux sont en perpétuel besoin de migration, qu'ils sont animés d'une manière de dynamisme impérialiste les poussant à étendre leur domaine le plus loin possible. C'est ainsi que les concepts de « centre » et d' « aire de dispersion » se sont imposés aux zoogéographes avec la nécessité d'un dogme quasi-religieux, et toute leur attention s'est consacrée sur la détermination de ces centres d'origine et sur la variation de ces aires de dispersion au cours de l'histoire de la terre. On peut se rendre compte de l'impossibilité d'une telle détermination en essayant de l'établir pour les Paussides, d'après les renseignements que j'ai donnés plus haut, ou d'après la carte.

Et c'est alors que les zoologistes se sont laissés aller à cette démarche très peu légitime, de fournir aux paléogéographes des arguments tirés des localisations actuelles pour justifier par leur interprétation tel article de leurs reconstitutions continentales. On n'a pas été sans s'apercevoir que les Invertébrés, et particulièrement les Insectes, étaient beaucoup moins maniables que les Vertébrés dans cet ordre de recherches. Aussi les manuels classiques de zoogéographie témoignent-ils d'une grande froideur vis-à-vis de l'Entomologie qui, cependant, représente la branche numériquement la plus importante de la zoologie systématique, et de beaucoup. C'est un entomologiste, MURRAY, qui édicte en 1870 la loi géographique de la taille des Coléoptères, exemple de conclusion féconde d'une zoogéographie non encore inféodée à la géologie historique. Mais c'est là un cas isolé, et MURRAY lui-même apportera sa contribution à la nouvelle orientation.

Le prestige de la zoogéographie « causale » est à son comble quand une théorie vient renouveler les conceptions de la paléogéographie. En 1912, WEGENER publie sa célèbre interprétation mobiliste de l'épeirogenèse. Cette grandiose proposition, faisant voyager les continents comme des icebergs sur un magma sous-jacent, produit dans le public une sensation considérable. Une controverse animée s'engage entre les tenants des « ponts continentaux » et WEGENER, suivi bientôt par ARGAND et DU TOIT. Et des deux côtés du champ de bataille, les zoologistes s'enrôlent en masse dans les rangs des combattants. En 1940, pas moins d'une trentaine de travaux plus ou moins importants marquaient la contribution de la zoogéographie à la nouvelle théorie, dûment baptisée *épeirophorèse*. L'autre camp se défendait avec un certain acharnement et dans toute cette polémique, il était toujours abondamment question de

centres de dispersion et de la localisation de ces centres dans l'espace et dans le temps géologique.

Le bruit de la mêlée avait couvert l'apparition d'une nouvelle théorie sur l'évolution des espèces, exposée en 1909 et en 1911, mais surtout en 1917 par un savant italien, G. ROSA, et qui s'appelait l'Hologenèse. Cette théorie, qui a été fortement contestée depuis, apportait en zoogéographie des perspectives intéressantes. Selon ROSA, les espèces, avant d'être inféodées à des paysages restreints, auraient habité des territoires beaucoup plus étendus, et les répartitions actuelles ne représenteraient pas des conquêtes d'espèces ayant émigré à partir d'un centre hypothétique, mais bien des « reliques » généralisant en somme le phénomène classique des reliques glaciaires de l'ère quaternaire. Cette hypothèse se rattachait à la paléographie en utilisant le concept d' « asile » institué par SUESS pour les unités continentales représentant des noyaux d'émersion très ancienne. On voit que la conception quasi-biblique immanente à la zoogéographie historique ne disparaît pas des préoccupations de ROSA, mais ce qui est neuf, c'est que la notion du centre de dispersion perd de sa nécessité.

*
* *

Cependant, à côté de cette agitation s'affirme en Allemagne une école de zoogéographes qui se libèrent des impératifs « historiques » et qui remettent la géographie des animaux sur un terrain stable et fécond. L'écologie ou étude du milieu a fait de grands progrès au tournant du XIXme et du XXme siècles sous l'influence de MÖBIUS, et on reconnaît de plus en plus l'importance de l'étude des équilibres biologiques de la nature, des « biocœnoses » : on commence à voir qu'il est dangereux de prendre les données de la zoologie systématique, de la morphologie et de la physiologie dans un sens trop formel, trop conceptuel. Dans la nature, tout dépend de tout, et cette vérité réclame une orientation appropriée de la recherche biologique. Cette orientation, c'est l'écologie.

On voit tout de suite quel parti la zoogéographie peut tirer d'une telle direction. De science essentiellement conjecturale et historique qu'elle était devenue, la voilà réintégrée à sa place normale de science expérimentale, dépendant pour son avancement et pour son enrichissement de techniques et de procédés communs avec la zoologie, dont elle doit rester l'auxiliaire. Des ensembles locaux reconnus par les observations de

l'écologie on passera à des ensembles plus étendus obéissant à des lois écologiques plus larges ; on traduira les résultats de ces enquêtes sur des cartes portant le visage familier des continents actuels, et les zoologistes rassurés sur la stabilité et la légitimité de la zoogéographie verraient s'évanouir la sourde inquiétude que doivent leur inspirer les vues de l'esprit problématiques et eschatologiques de la zoo-épeirogénèse.

Il faut donc considérer comme un très grand événement dans l'histoire de la zoogéographie l'apparition des deux beaux livres de F. DAHL (4) et de R. HESSE (5). Ces deux ouvrages ont autant d'importance que ceux de SCLATER et de WALLACE. N'oublions pas, en effet, que l'œuvre de ce dernier est arrivée intacte, à travers vents et marées, jusqu'à notre époque, et que ce n'est pas un mince mérite, dans un tel déchaînement de conjectures, d'avoir pu maintenir un système aussi valable de classification géographique, dont les grandes lignes sont encore utilisées par tous les zoologistes modernes.

On se tromperait cependant si l'on s'imaginait que l'exemple de DAHL et de HESSE a rompu l'envoûtement que la paléogéographie exerçait sur les zoologistes. Je disais que les Insectes se prêtaient à un traitement historique de leur répartition ; de fait, l'écologie a trouvé un emploi fructueux en géographie entomologique, comme on le voit dans l'important Handbuch der Entomologie de Christophe SCHROEDER (6). Mais nous constatons que l'on continue néanmoins à rechercher dans la paléogéographie des réponses que nous ne croyons plus qu'elle puisse donner.

En conclusion, il convient de prendre parti pour une zoogéographie qui soit avant tout descriptive et qui vise à l'information. Son exploitation doit être statique et utiliser les éléments biocénétiques actuels. L'animal doit expliquer son milieu comme son milieu l'explique, et les questions posées à la zoogéographie ne doivent pas sortir de cet ordre de préoccupations. Si l'on veut bien relire avec un esprit non prévenu les ouvrages qui ont été écrits sous l'influence de la notion absurde de « centre de dispersion » et de la psychose paléogéographique, on sera effrayé de voir avec quelle tranquille assurance on décide, on affirme, on prétend, on impose des choses absolu-

(4) DAHL, F., 1921, *Oekologische Tiergeographie*, Jena.
(5) HESSE, R., 1927, *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*, Jena.
(7) SCHROEDER, C., 1926, Jena.

ment indémontrables, comment on gonfle l'importance de problèmes qui ne sauraient même se poser, et comment on engage les chercheurs dans des voies incapables de mener à quoi que ce soit de fécond. Rien ne dit qu'un jour, grâce à une abondance de documents que nous sommes loin de posséder, il ne sera pas possible d'envisager une explication historique du peuplement zoogéographique. Mais le jour où une théorie spéculative voudra s'imposer à la zoogéographie, il faudra qu'elle subisse l'épreuve de toutes les données de l'écologie régionale et mondiale. Il est de l'intérêt de la science que ces données se multiplient le plus possible, et il y a là encore un travail considérable pour les zoogéographes de bonne volonté.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

APPENDICE.

Ces quelques pages étaient destinées à accompagner ma révision du *Coleopterorum Catalogus, pars 5* (*Paussidæ*). J'apprends que ce travail n'ira sous presse qu'au début de 1951. Ce qui précède servira donc à l'introduire.

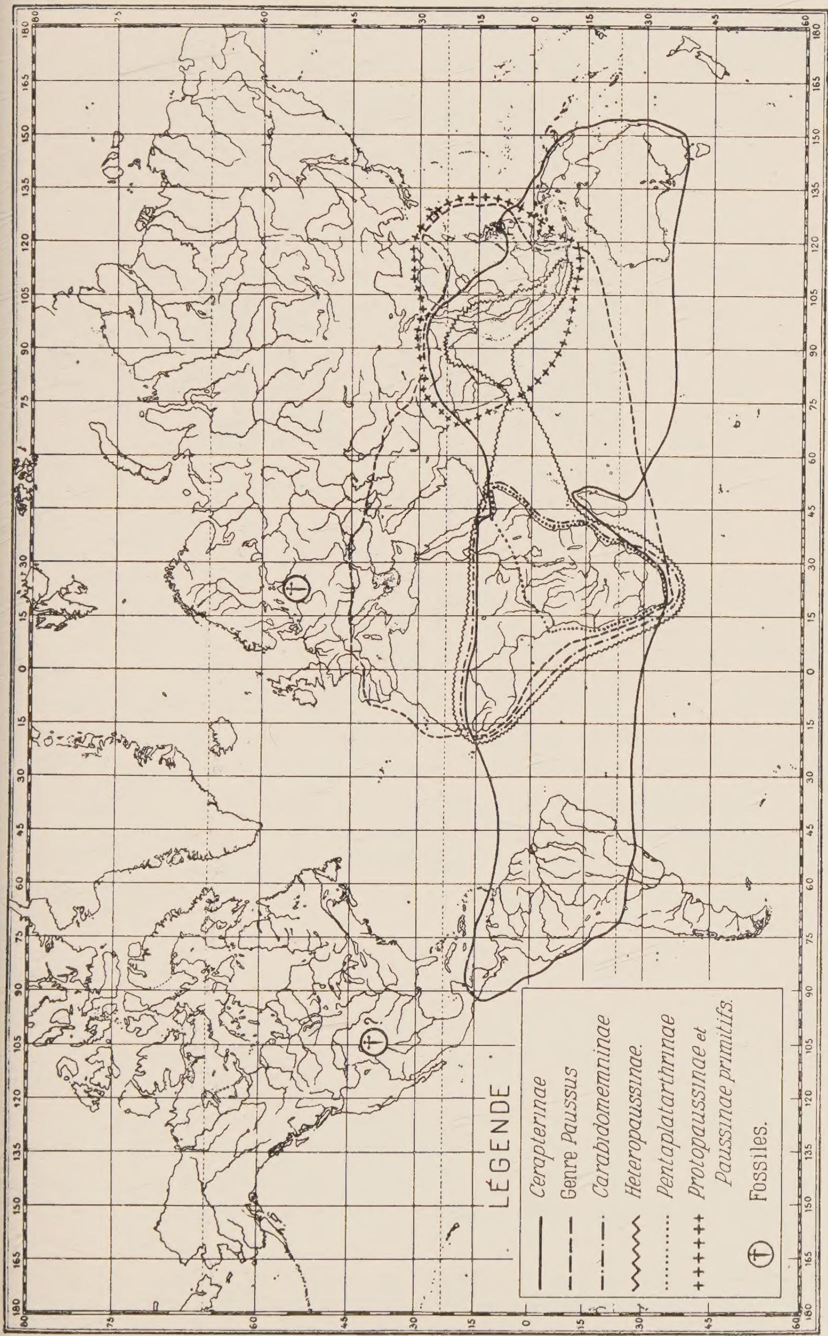
D'autre part, il est difficile de ne pas parler d'une importante étude que vient de publier P. J. DARLINGTON Jr. dans les Transactions of the American Entomological Society (1950, LXXXVI, pp. 47-142). Aug. REICHENSPERGER, dont l'autorité en matière de Paussides ne saurait faire question, vient de m'écrire à ce sujet ce qui suit : « Ich halte sie für die beste und gründlichste (Arbeit) über Paussiden, die seit RAFFRAY erschienen ist. » Comme les travaux de RAFFRAY datent de 1885, l'éloge n'est pas mince. Il n'est pas non plus usurpé.

Il est incontestable que celui qui veut se faire une idée de ce que l'on sait actuellement sur les Paussides ne peut mieux faire que de consulter le travail de DARLINGTON. Il n'y trouvera pas de tables dichotomiques d'espèces, mais il y verra tout ce l'on peut attendre d'une monographie bien faite et tenue à jour. Les figures jointes au texte permettront de se guider vers les travaux plus particuliers repris dans la bibliographie.

Je ne veux point porter de jugement sur l'interprétation de la phylogénie. J'ai dit plus haut ce que j'en pensais, de même que sur la division du genre *Paussus* en sous-genres. DARLINGTON admet des sous-genres, or je relève à ce propos que trois de ceux-ci ont l'air de s'imposer dans les travaux parus tout

dernièrement. Ce sont *Anapaussus* et *Bathypaussus* de WASMANN, et *Edaphopaussus* de KOLBE. Peut-être sont-ce en effet les plus viables. Pour ma part, je n'admettrais qu'*Anapaussus* ; je pense revenir plus tard sur cette question.

Le genre *Paussomorphus* RAFFRAY est l'objet d'un traitement spécial. Ce genre avait été grandement enrichi par JEANNEL, qui y introduisait de nombreuses espèces malgaches et autres. DARLINGTON le réduit, comme RAFFRAY, à l'espèce *P. Chevrolati* RAFFR., mais il l'inclut dans les « *Ceratoderina* » sous prétexte, entre autres, qu'il lui manque l'organe stridulatoire. REICHENSPERGER semble disposé à le suivre dans cette voie, mais je ne parviens pas à me faire une opinion sur cette question : je crois qu'il ne faut pas se fier outre mesure à la structure antennaire pour la classification des Paussides, mais je continue à croire que la valeur de ce caractère est néanmoins importante. Les réactions contre certains excès peuvent devenir excessives à leur tour. E. J.


LÉGENDE
Cerapterinae
Genre Paussus
Carabidomemninae
Heteropaussinae.
Pentaplatarthrinae
Protopaussinae et Paussinae primitifs.
Fossiles.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles